

IV

EL PLANCTON DE LA RÍA DE VIGO

Francisco G. Figueiras, Prof. de Invest., Instituto de Investigaciones Marinas
de Vigo, CSIC

Ana Miranda, Invest. Titular, Centro Oceanográfico de Vigo, IEO
Isabel Riveiro, Universidad de Vigo

Alba R. Vergara, Cont. Parga Pondal, Instituto de Investigaciones Marinas
de Vigo, CSIC

Cástor Guisande, Catedrático U. de Vigo

1. INTRODUCCIÓN

2. PICO, NANO Y MICROPLANCTON

2.1. Plancton autótrofo

2.2 Plancton heterótrofo

2.3. Composición de especies: sucesión y circulación

3. PRODUCCION PRIMARIA

4. ZOOPLANCTON

4.1. Biomasa de zooplancton

4.2. Composición de zooplancton

4.2.1. Holoplancton

4.2.2. Meroplancton

4.2.3. Especies indicadoras de aguas calidas

4.3. Principales características del zooplancton de la Ría de Vigo

5. ICTIOPLANCTON DE LA RÍA DE VIGO

5.1. Importancia del ictioplancton

5.1.1. Especies más importantes en la Ría de Vigo

5.2. Distribución temporal y espacial

5.3. Factores que determinan la supervivencia del ictioplancton

5.3.1 Depredación

5.3.2. Alimento

5.3.3. Temperatura

5.3.4. Corrientes

5.3.5. Parásitos y enfermedades

6. BIBLIOGRAFÍA RECOMENDADA

6.1. Pico, nano y microplancton y producción primaria

6.2. Zooplancton

6.3. Ictioplancton

1. INTRODUCCIÓN

El plancton puede definirse como el conjunto de organismos de pequeño tamaño que, flotando libremente en el agua, se encuentran a merced de los movimientos generados por las corrientes marinas, aún cuando algunas especies tienen una cierta capacidad de movimiento que resulta de gran importancia para su supervivencia en el medio. Si bien algunas especies de medusas y sifonóforos pueden llegar a medir más de un metro, el tamaño del plancton varía desde los virus y bacterias, con dimensiones inferiores a 1 μm , hasta los varios milímetros de la mayoría de medusas y larvas de peces. Atendiendo al tamaño, el plancton se clasifica en picoplancton ($< 2 \mu\text{m}$), nanoplancton (2-20 μm), microplancton (20-200 μm), mesozooplancton (0.2-2 mm) y macrozooplancton ($> 2\text{mm}$). A su vez, los organismos del plancton pueden ser autótrofos o heterótrofos, siendo el plancton autótrofo o fitoplancton el que, mediante la fotosíntesis, suministra la materia y energía necesaria para el mantenimiento de la vida marina. Mientras que el meso y macrozooplancton son fracciones que contienen exclusivamente organismos heterótrofos, el pico, el nano y el microplancton tiene representantes autótrofos y heterótrofos. No obstante, algunas especies que habitualmente se consideran autótrofas, por poseer pigmentos fotosintéticos, pueden presentar un comportamiento nutricional de naturaleza mixótrofa. Quiere decir esto que pueden fotosintetizar materia orgánica y/o adquirirla mediante la ingesta de otros organismos autótrofos o heterótrofos, o bien obtenerla a partir de la captación y asimilación de materia orgánica disuelta en el medio.

En el meso y el macrozooplancton suelen diferenciarse holoplancton y meroplancton. Se denomina holoplancton al conjunto de organismos que permanecen en el plancton durante toda su vida. El meroplancton lo componen los organismos que forman parte del plancton tan sólo durante algunas etapas de su ciclo vital; frecuentemente las primeras fases de su desarrollo larvario.

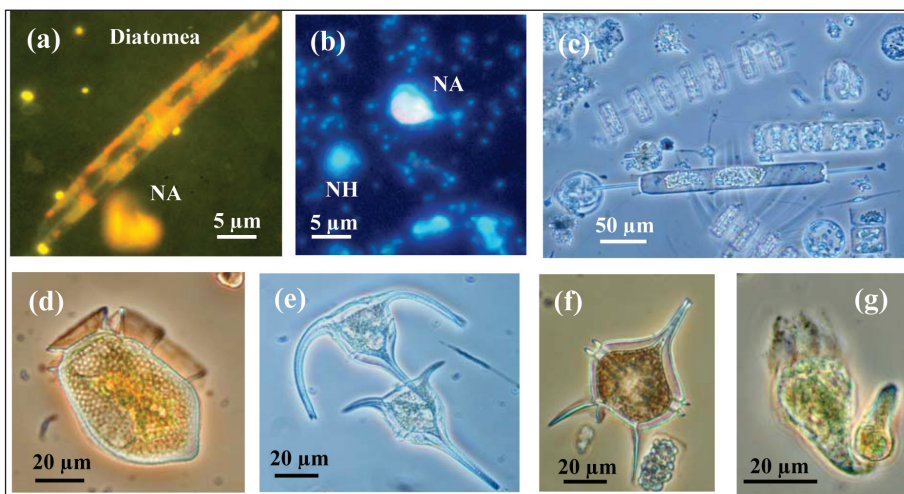


Figura 1. Algunos organismos característicos del pico, nano y microplancton de la Ría de Vigo. En (a) los puntos amarillos más pequeños son cianobacterias del tipo *Synecococcus*; también se señalan un nanoflagelado autótrofo (NA) y una diatomea. En (b) los puntos azules más pequeños son bacterias heterotróficas; se señalan un nanoflagelado autótrofo (NA) y un nanoflagelado heterótrofo (NH). En (c) diatomeas grandes típicas de una proliferación de primavera. En (d) el dinoflagelado mixótrofo *Dinophysis acuta*. En (e) dos células del dinoflagelado *Ceratium tripos*. En (f) el dinoflagelado heterótrofo *Protoperidinium diabolus*. En (g) el ciliado heterótrofo *Strombidium cornutum*.

2. PICO, NANO Y MICROPLANKTON

En la figura 1 pueden verse algunos de los representantes más característicos del pico, nano y microplancton de la Ría de Vigo. Atendiendo únicamente a la biomasa de estas tres fracciones, la Ría de Vigo puede considerarse autotrófica (Fig. 2a), ya que la biomasa autótrofa supone aproximadamente el 60% de toda la biomasa. Ambas biomásas aumentan de forma continuada entre primavera y otoño (Fig. 2b). No obstante, el incremento de la biomasa autótrofa es mayor, llegando a representar el 70% de toda la biomasa correspondiente a estas tres fracciones del plancton durante esta época del año. Hacia finales de verano-principios de otoño, coincidiendo con el cambio de circulación po-

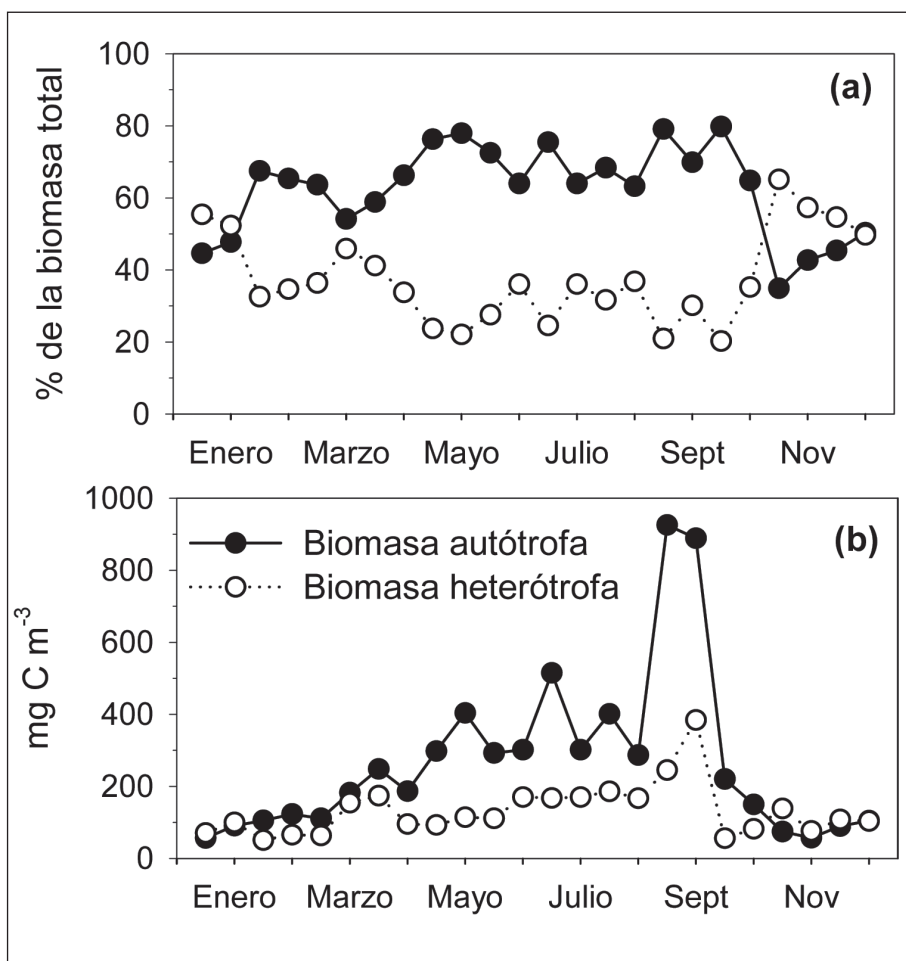


Figura 2. Variación anual de la biomasa autótrofa y heterótrofa del pico, nano y microplancton en las aguas superficiales de la Ría de Vigo. En (a) se representa el porcentaje de cada fracción. En (b) se muestran los valores absolutos de ambas biomazas. Los valores corresponden a medias quincenales ($n = 4$) en una estación situada en el centro de la Ría de Vigo.

sitiva a circulación negativa (Capítulo 2), es frecuente observar un incremento repentino en las dos biomásas (Fig. 2b). Esto se debe a que la circulación negativa no sólo impide que el plancton salga de la ría, sino que también reintroduce parte del plancton exportado previamente hacia la plataforma por la circulación positiva inducida por el afloramiento. De este modo, la circulación negativa favorece la acumulación de plancton en el interior de la ría.

Durante el invierno los valores de biomasa autótrofa y heterótrofa son bajos y similares, normalmente inferiores a 100 mgC m^{-3} . A pesar de esta circunstancia, la biomasa autótrofa y la biomasa heterótrofa se correlacionan positivamente a lo largo del año ($r = 0.84$, $p < 0.001$), lo que sugiere un fuerte acoplamiento entre ambas, con los heterótrofos respondiendo rápidamente a los aportes de materia y energía suministrados por los autótrofos.

2.1. Plancton autótrofo

El picoplancton autótrofo ($< 2\mu\text{m}$), compuesto fundamentalmente por cianobacterias del tipo *Synechococcus* (Fig. 1a) y otros picoeucariotas, representa tan sólo un 10% de la biomasa autótrofa. La mayor parte de la biomasa autótrofa (80%) está compuesta por nanoflagelados (Figs. 1ab) y diatomeas (Fig. 1cd), mostrando los dos grupos una contribución opuesta ($r = -0.80$, $p < 0.001$) a lo largo del año (Fig. 3a). En invierno son más importantes los nanoflagelados autótrofos ($\sim 60\%$), mientras que las diatomeas dominan en primavera y otoño, pudiendo representar más del 80% de la biomasa autótrofa. Nanoflagelados y diatomeas son igualmente importantes ($\sim 45\%$) en verano, pero con una mayor dominancia de las diatomeas durante los episodios de afloramiento. Puesto que nanoflagelados y diatomeas forman el grueso de la biomasa autótrofa, la biomasa de ambos grupos incrementa entre primavera y finales de verano (Fig. 3b). Los dinoflagelados autótrofos únicamente son importantes a finales de verano, cuando su contribución a la biomasa autótrofa puede llegar a ser $> 50\%$. Habitualmente, los ciliados autótrofos representan un pequeño porcentaje ($\sim 3\%$) de la biomasa autótrofa.

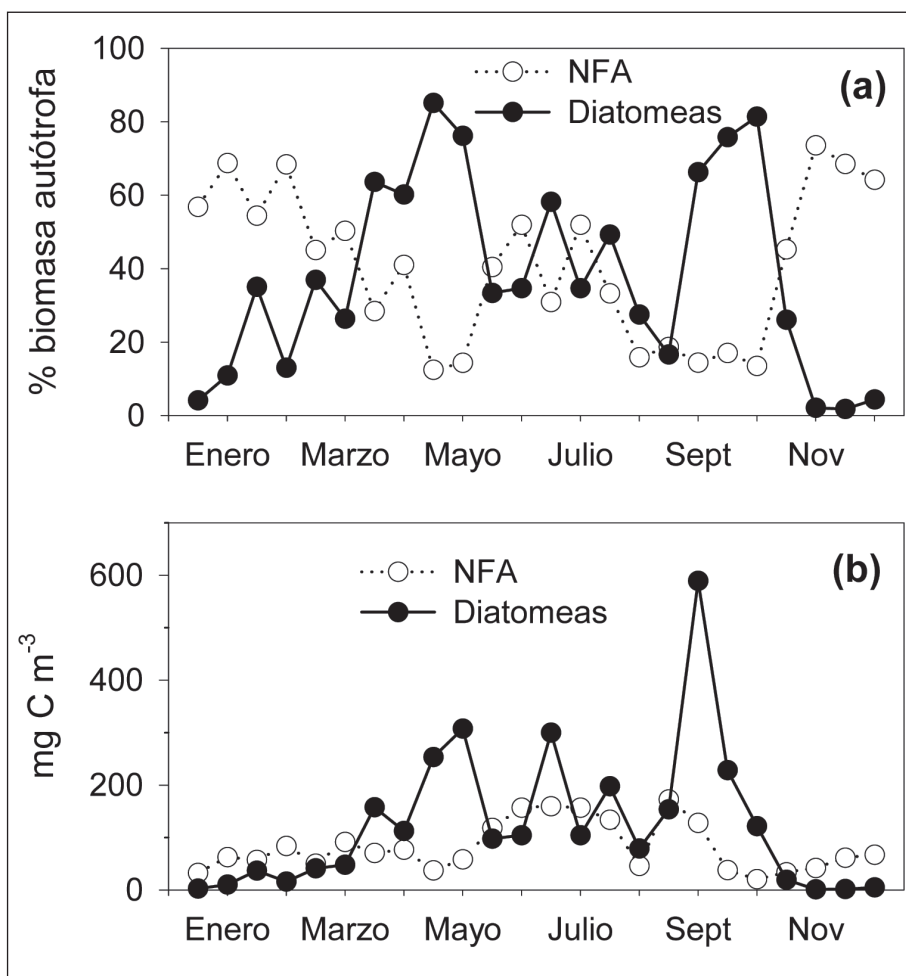


Figura 3. Variación anual de la biomasa de los principales grupos de plancton autótrofo en las aguas superficiales de la Ría de Vigo. En (a) se representa la contribución de los naoflagelados y las diatomeas a la biomasa autótrofa total. En (b) se muestran los valores absolutos de las biomásas de ambos grupos. Los valores corresponden a medias quincenales ($n = 4$) en una estación situada en el centro de la Ría de Vigo.

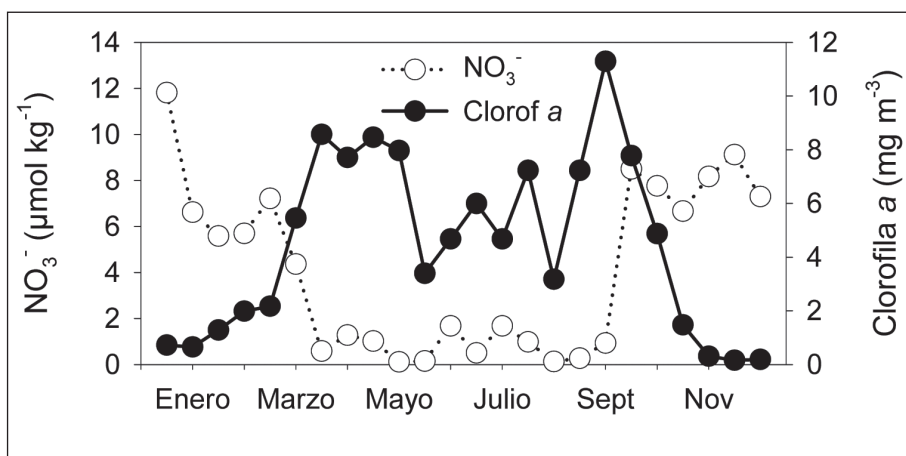


Figura 4. Variación anual de la concentración de nitratos y clorofila *a* en las aguas superficiales de la Ría de Vigo. Los valores corresponden a medias quincenales ($n = 4$) en una estación situada en el centro de la Ría de Vigo.

El ciclo anual de la concentración de clorofila *a* -pigmento fotosintético común a todos los autótrofos que habitualmente se utiliza para estimar su biomasa- se caracteriza por mostrar un máximo en primavera y otro en otoño (Fig. 4). Ambos máximos son recurrentes (Fig. 5) y aproximadamente coincidentes con las transiciones estacionales de hundimiento a afloramiento en primavera y de afloramiento a hundimiento en otoño. La concentración de clorofila es más bien baja ($< 1 \text{ mg m}^{-3}$) en invierno, pero alcanza $\sim 8 \text{ mg m}^{-3}$ en primavera (marzo-mayo), para mantenerse alrededor de 5 mg m^{-3} durante el afloramiento de verano. El máximo de otoño suele presentar valores de clorofila ligeramente superiores a los del máximo de primavera. Observando la figura 4, en la que se representan las concentraciones de clorofila y de nitratos en las aguas superficiales de la Ría de Vigo, se deduce que ambos máximos se originan por procesos diferentes. El de marzo-mayo corresponde a la característica proliferación de primavera de los mares templados, en la que el fitoplancton crece a expensas de los nutrientes del medio y gracias al aumento de luz incidente. El máximo de otoño, que comienza a de-

sarrollarse cuando aún los nutrientes son bajos, se debe a que la circulación negativa, impuesta por el hundimiento, provoca la acumulación de fitoplancton en el interior de la ría. Las especies que forman ambos máximos también son diferentes. Mientras que el máximo de primavera está casi exclusivamente compuesto por diatomeas, el de otoño lo forman diatomeas y dinoflagelados. Esta diferente composición específica, se refleja en la evolución temporal de la concentración de clorofila en las aguas más profundas de la ría. Las diatomeas de gran tamaño, típicas de primavera (Fig. 1c), sedimentan rápidamente, dando lugar a las elevadas concentraciones de clorofila que recurrentemente se observan en el fondo de la columna de agua (Fig. 5). Las diatomeas de otoño también sedimentan, pero no lo hacen los dinoflagelados, que pueden mantenerse en su-

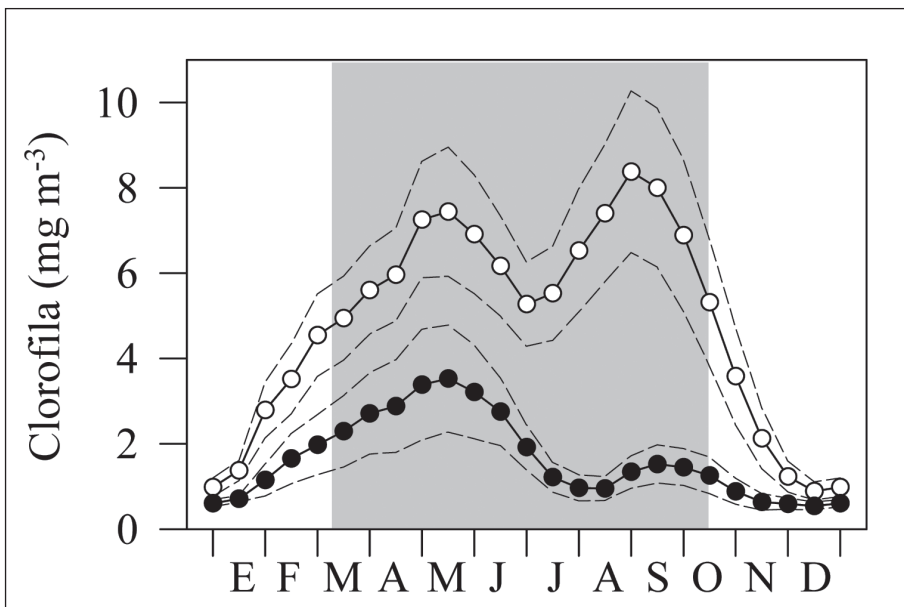


Figura 5. Ciclo estacional de la concentración de clorofila (\pm desviación estándar) en la Ría de Vigo. Los puntos blancos se corresponden con aguas de superficie y los negros con aguas del fondo. Los valores son medias quincenales para el periodo 1987-1996. El área sombreada representa el periodo de afloramiento (modificado de Nogueira et al. 1997).

perficie gracias a su capacidad para nadar verticalmente. Como resultado de esta diferente composición de especies y de que la circulación negativa causa la salida de agua de la ría por el fondo, las concentraciones de clorofila en las aguas profundas durante las proliferaciones de otoño son apreciablemente menores que las que se encuentran durante las proliferaciones de primavera. La diferente naturaleza de ambos máximos también se refleja en las relaciones carbono autótrofo/clorofila. Dichas relaciones, apreciablemente menores (~ 30) en primavera que en otoño (~ 80), ponen de manifiesto la existencia de dos estados de la sucesión del fitoplancton bien diferenciados: uno temprano en primavera, caracterizado por especies con una gran capacidad de fotosíntesis y crecimiento, y otro más tardío, en otoño, en el que la población de fitoplancton ya ha dirigido una parte del carbono fotosintetizado hacia el mantenimiento de estructuras no directamente relacionadas con el crecimiento.

2.2 Plancton heterótrofo

Las bacterias y los nanoflagelados no pigmentados (Fig. 1b) son los componentes heterótrofos más importantes del pico, nano y microplancton de la Ría de Vigo, representando cada uno de ellos $\sim 40\%$ de la biomasa heterótrofa a lo largo del año (Fig. 6a). Dinoflagelados y ciliados heterótrofos (Figs. 1fg) son los que muestran una evolución estacional caracterizada por un continuo aumento de sus biomásas a lo largo del verano y un repentino incremento durante el hundimiento de finales de verano-principios de otoño (Fig. 6b), cuando sus aportaciones a la biomasa heterótrofa total pueden llegar a ser del 30-50%. Son pues, estos dos grupos los que básicamente contribuyen al aumento estacional de la biomasa heterótrofa (Fig. 2b). Sus contribuciones promedio a la biomasa heterótrofa ($\sim 15\%$) son, no obstante, apreciablemente menores. La aportación de los picoflagelados heterótrofos ($< 4\%$) es poco significativa.

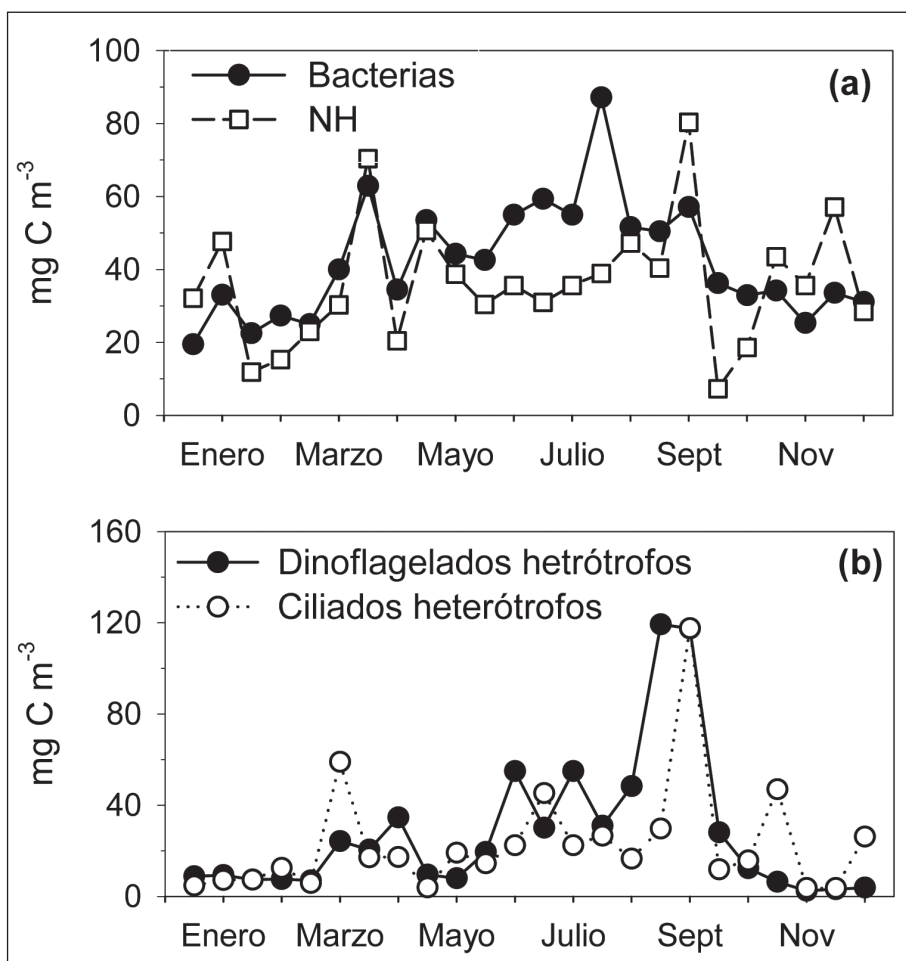


Figura 6. Variación anual de la biomasa de los principales componentes heterótrofos del pico, nano y microplancton en las aguas superficiales de la Ría de Vigo. En (a) se representan las biomásas de bacterias y de nanoflagelados heterótrofos (NH). En (b) se muestran las biomásas de los dinoflagelados y ciliados heterótrofos. Los valores corresponden a medias quincenales ($n = 4$) en una estación situada en el centro de la Ría de Vigo.

2.3. Composición de especies: sucesión y circulación

Desde el punto de vista de la composición de especies, la sucesión del plancton en la Ría de Vigo (Fig. 7) se caracteriza por la dominancia de diatomeas de gran tamaño (ej. *Thalassiosira rotula*, *Chaetoceros curvisetus*, *Lauderia annulata*) durante los primeros episodios de afloramiento de primavera, cuando la estratificación de

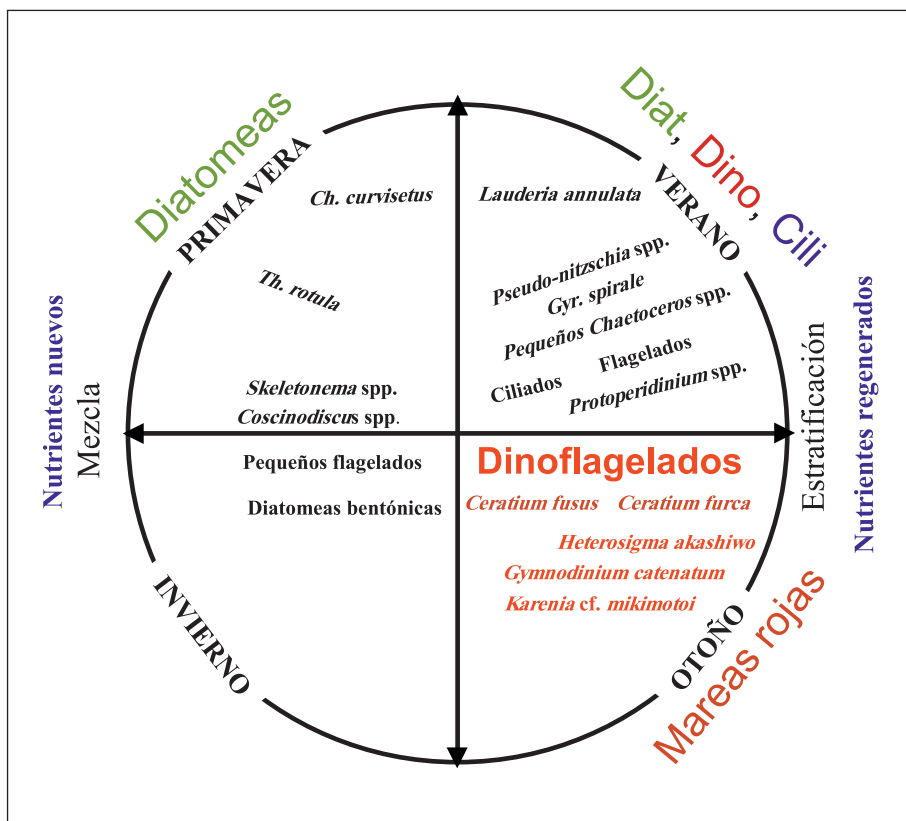


Figura 7. Ciclo anual típico de las especies que componen el microplancton de la Ría de Vigo y que caracterizan la sucesión. Las especies están ordenadas en un espacio que define el grado de mezcla-estratificación de la aguas y que aproximadamente corresponde con la concentración relativa de nutrientes nuevos (afloramiento) – nutrientes regenerados (heterotrofia). Adaptado de Figueiras et al. (2002).

la columna de agua es todavía muy débil y el aporte de nutrientes es considerable. En el verano, con una columna de agua mucho más fuertemente estratificada y una mayor importancia de los nutrientes regenerados, se observa la coexistencia de diatomeas de tamaño más pequeño (ej. *Pseudo-nitzschia* spp., pequeños *Chaetoceros* spp.) con varias especies heterótrofas (*Protoperidinium* spp. *Gyrodinium spirale*, ciliados). Hacia finales de verano, durante la transición estacional de afloramiento a hundimiento que induce el cambio de circulación positiva a negativa, suelen aparecer especies de dinoflagelados, muchas de ellas potenciales formadoras de mareas rojas. En invierno, el plancton es poco abundante y es frecuente encontrar en la columna de agua especies bentónicas, tales como *Paralia sulcata*, *Diploneis* spp. *Navicula* spp. Este ciclo anual, que se puede considerar como típico de las Rías Baixas, se ve, no obstante, constantemente alterado por los frecuentes episodios de afloramiento que suceden en las costas de Galicia. Así, fuertes afloramientos pueden causar el retroceso de la sucesión hacia etapas más tempranas (Fig. 8), dando lugar a continuas microsucesiones dentro de la sucesión estacional.

Por otra parte, la sucesión no sólo se manifiesta temporalmente, ya que la dinámica del sistema promueve una segregación espacial entre diatomeas y dinoflagelados según el eje longitudinal de la ría. Las diatomeas, correspondientes a las primeras etapas de la sucesión, suelen ser más abundantes hacia el interior de la ría, donde el afloramiento es más intenso. En las zonas más externas, donde las aguas suelen estar más estratificadas, se encuentran estados más avanzados de la sucesión, caracterizados por una mayor importancia de los dinoflagelados. Episodios de afloramiento y relajación modifican esta distribución espacial expandiéndola y contrayéndola. El afloramiento potencia la circulación positiva y hace que las diatomeas ocupen más espacio en la ría, desplazando los dinoflagelados hacia la plataforma. Durante los períodos de relajación, toda la estructura se contrae, llegando a transportar los dinoflagelados hasta las partes más internas de la ría. De este modo, sucesión y heterogeneidad espacial se superponen llegando a confundirse. Esta interacción entre circulación y sucesión resulta especialmente evidente en otoño, cuando el cambio de circulación en la ría no sólo causa la

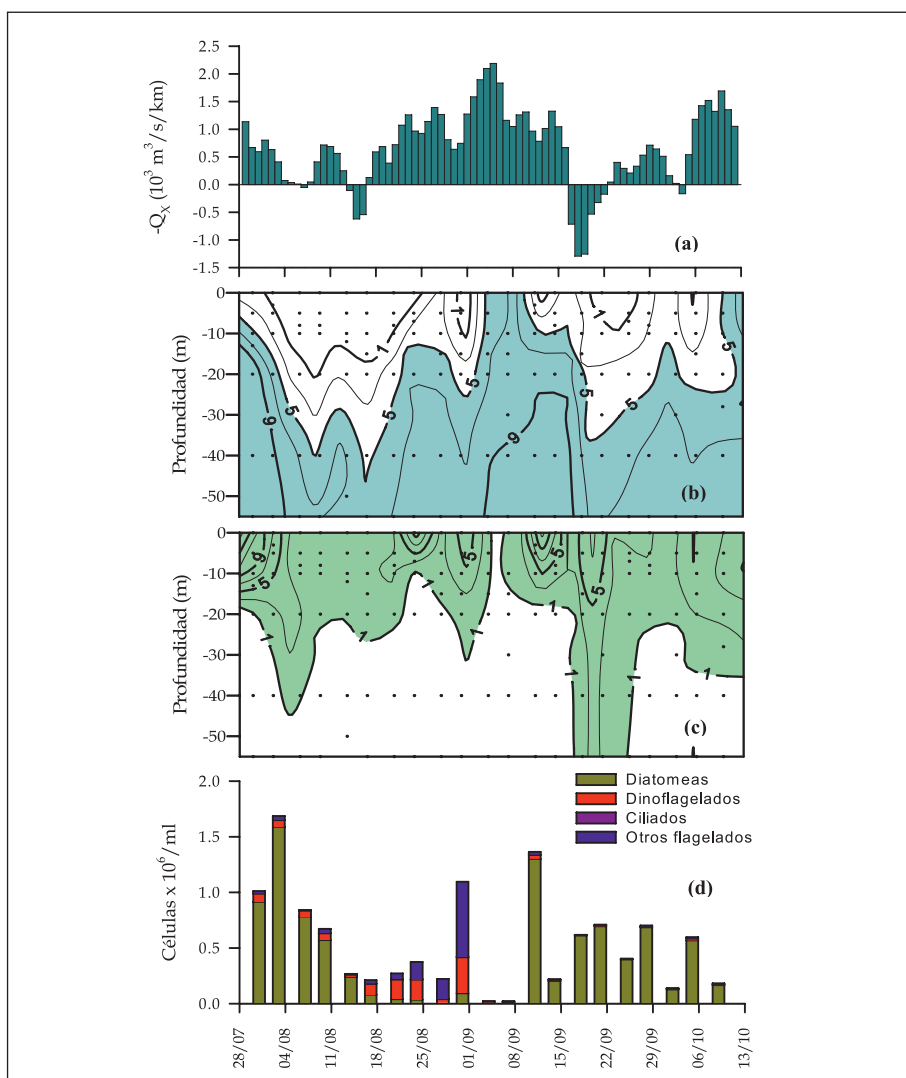


Figura 8. Ejemplo de reinicio de la sucesión por un episodio de afloramiento intenso. En (a) índice de afloramiento, los valores positivos indican afloramiento debido a vientos del norte. En (b) concentración de nitratos ($\mu\text{mol kg}^{-1}$) en la columna de agua. En (c) concentración de clorofila (mg m^{-3}) en la columna de agua. En (d) abundancia promedio de componentes del microplancton en la columna de agua. Nótese como un afloramiento intenso a principios de septiembre deja la columna de agua vacía de microplancton y como la sucesión se reinicia con diatomeas cuando la intensidad de los vientos de componente norte descende.

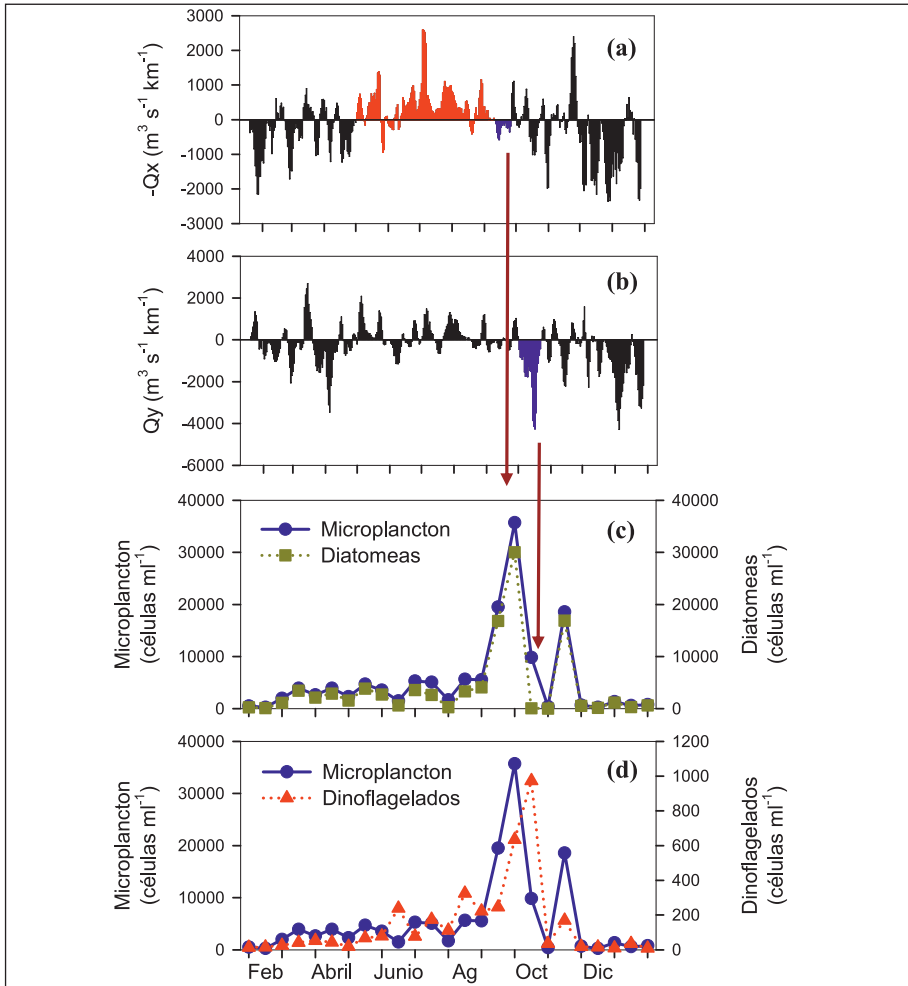


Figura 9. Ejemplo de relación entre hundimiento (circulación negativa en la ría) y composición del microplancton. En (a) transporte de Ekman relacionado con vientos de componente norte-sur; en rojo afloramiento y en azul hundimiento. En (b) transporte de Ekman relacionado con vientos de componente este-oeste; en azul hundimiento. En (c) abundancia total del microplancton y de diatomeas. En (d) abundancia total de microplancton y dinoflagelados. Nótese como el hundimiento (circulación negativa) acumula microplancton. Durante la primeras fases de acumulación forzadas por vientos del sur (a) se acumulan diatomeas (c). Posteriormente, vientos del oeste (b) acumulan dinoflagelados (d) al mismo tiempo que las diatomeas comienzan a desaparecer de la columna de agua. Modificado de Crespo et al (2006).

acumulación de plancton en su interior (Fig. 2b), sino que también produce una segregación temporal en las poblaciones, acumulando primero diatomeas y posteriormente dinoflagelados (Fig. 9). Bajo condiciones de fuerte hundimiento, diatomeas y dinoflagelados pueden llegar a desaparecer de las aguas superficiales (Fig. 9), e incluso ser arrastrados hasta la plataforma por la corriente de salida de la circulación negativa en el fondo.

3. PRODUCCION PRIMARIA

La producción primaria en un sistema tan dinámico como la Ría de Vigo, en el que se suceden episodios de afloramiento, relajación y hundimiento, es muy variable. A pesar de esto, la producción primaria sigue un ciclo estacional dependiente de la biomasa autótrofa y de la intensidad de la luz incidente. Así, la producción primaria en invierno es baja ($< 0.5 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), pudiendo descender a valores $< 0.05 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en algunas ocasiones. También se han observado valores excepcionalmente altos ($8 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) asociados con elevadas biomásas de diatomeas. No obstante, la dominancia del nanoplancton determina que más del 65% de la producción primaria de invierno sea debida a la fracción $< 20 \mu\text{m}$ del fitoplancton. Prácticamente toda la producción primaria de invierno se respira o consume dentro de la propia población microbiana de la columna de agua, dando lugar a una producción neta del plancton muy próxima a cero.

En primavera y verano la producción primaria varía desde valores $< 0.5 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ similares a los de invierno, hasta valores $> 10 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, con un valor promedio de $2.5 \pm 2.8 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Los valores más bajos suelen ocurrir durante los momentos de intenso afloramiento, cuando la fuerte circulación positiva deja la ría con poco fitoplancton (Fig. 8). Por el contrario, los valores más elevados se detectan durante los momentos de relajación, cuando el fitoplancton acumulado en la ría puede crecer a expensas de los nutrientes aportados por los afloramientos previos. Durante esta época del año más del 65 %, algunas veces incluso más del 80%, de la producción primaria sucede en la fracción de fitoplancton $> 20\mu\text{m}$, aunque el fitoplancton $< 20\mu\text{m}$ puede ser

responsable de más del 50% de la producción primaria durante situaciones transitorias de baja producción debidas a fuertes afloramientos. Contrariamente a lo que sucede en invierno, en primavera y verano la comunidad planctónica de la capa fótica o iluminada respira tan sólo un 45% de la producción primaria, aproximadamente. Esto significa que durante la época de afloramientos un 55% de la producción primaria ($\sim 1.5 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) de la Ría de Vigo está disponible para ser consumida por niveles tróficos superiores, o bien para ser exportada a los sedimentos y/o la plataforma costera adyacente.

4. ZOOPLANKTON

En el mesozooplankton (0.2-2 mm) es donde se encuentran la mayor parte de los taxones (grupos) dominantes del zooplankton, por lo que es la fracción más estudiada. Al mesozooplankton pertenecen la mayoría de los seres marinos, ya sea de forma continuada (holoplankton), tal como es el caso de copépodos y cladóceros (en ambos casos pequeños crustáceos), apendicularias, medusas, etc.; o bien durante sus primeras fases de desarrollo embrionario y larvario (meroplankton). Los organismos del meroplankton pueden en su fase adulta llegar a formar parte del bentos (fondo), como es el caso de los poliquetos; fijarse en las rocas, como sucede con los caramujos, percebes, mejillones, etc.; o ser organismos independientes (crustáceos como nécoras, centollas, etc.). Los huevos y larvas de peces acaban por constituir, en su estado de juveniles con movilidad propia, el reclutamiento de pesquerías comerciales (sardina, anchoa, jurel, caballa, etc.) (ver Fig. 10).

El zooplankton está formado por un grupo heterogéneo de organismos heterótrofos, denominándose herbívoros a los que se alimentan de algas microscópicas (fitoplancton), carnívoros a los que su alimento está constituido por otros componentes del zooplankton, omnívoros cuando se dan los dos tipos de alimentación citados anteriormente, o bien detritívoros si se alimentan de detritus (materia inerte en descomposición).

La función del zooplankton a nivel ecológico radica en que sus componentes constituyen dentro de la cadena trófica (alimentaria)

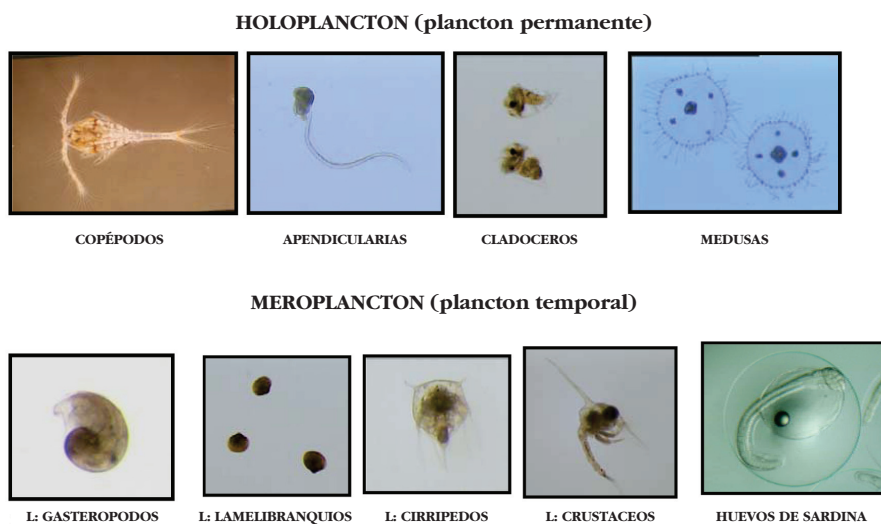


Figura 10. Principales grupos zooplanctónicos presentes en la Ría de Vigo.

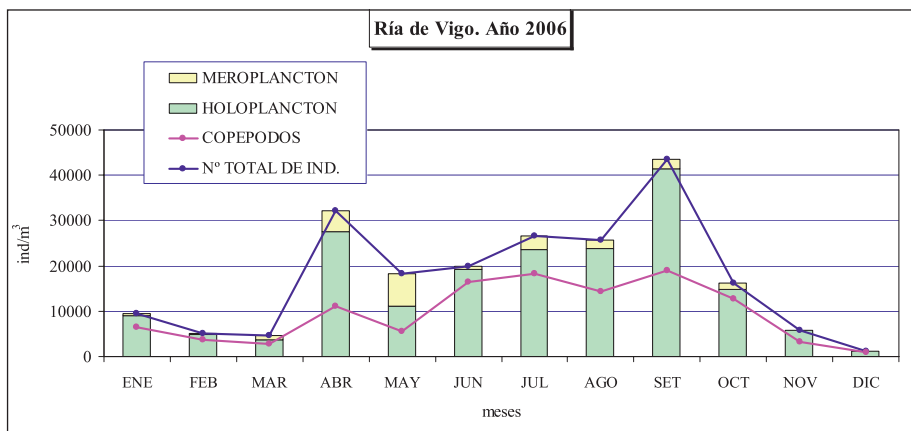


Figura 11. Datos de abundancia de zooplancton en la Ría de Vigo en el año 2006.

el segundo nivel trófico y son, por tanto, los responsables de convertir en materia orgánica animal la gran mayoría de las proteínas, carbohidratos y lípidos sintetizados por el fitoplancton. Son, además, los organismos encargados de transferir esta energía a niveles tróficos superiores, sirviendo de dieta básica a muchos organismos bentónicos (de fondo) como moluscos, crustáceos, y también a otros organismos como algunos peces.

Las tasas de filtración del zooplancton sobre el fitoplancton nos indican el volumen de agua (ml), con su correspondiente fitoplancton, que es capaz de filtrar la biomasa de zooplancton (mgC) por unidad de tiempo (hora). De esta manera se puede tener una idea de la producción secundaria que hay en una determinada zona y estimar el control que ejerce el zooplancton sobre el fitoplancton. Los datos obtenidos en una estación de la Ría de Vigo en 1988 están comprendidos en el rango $224\text{--}594 \text{ ml mgC}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Es probable que estas tasas de filtración sean menores que las reales, pues corresponden a determinaciones realizadas durante el día, mientras que el zooplancton suele mostrar mayor actividad de ingestión durante la noche. Por otro lado, el stress que sufren los organismos al ser encerrados en botellas de incubación, un procedimiento necesario para realizar las estimaciones, puede provocar una disminución significativa de las tasas de filtración. Con todo, las tasas de filtración del zooplancton de la ría son generalmente más elevadas que las que se encuentran en la plataforma gallega, cuyo rango varía entre 10 y $894 \text{ ml mgC}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

En cuanto al porcentaje de producción primaria ingerido por parte del zooplancton se ha observado que en la Ría de Vigo el zooplancton consume el 20-30% durante los meses más productivos (mayo, junio, septiembre), y solamente el 1-4% en los meses menos productivos, como son octubre, noviembre y diciembre.

Los datos que se muestran a partir de este momento corresponden a los obtenidos en una estación situada dentro de la Ría de Vigo cuyas coordenadas son $42^{\circ} 13,3' \text{ N}$ y $8^{\circ} 47,7' \text{ O}$, y cuya profundidad es de 29 m. Dicha estación se viene muestreando regularmente desde 1997.

La figura 11 muestra la abundancia (individuos m^{-3}) de zooplancton durante un ciclo anual en la Ría de Vigo. En ella puede ob-

servarse que el holoplancton es dominante y que existe una mayor cantidad de meroplancton en los meses de verano. La abundancia total de zooplancton es apreciablemente menor en los meses de invierno. No obstante, se observa una ligera tendencia hacia el incremento del número de individuos ($r^2 = 0.22$, $n = 116$) en los últimos años (Fig. 12).

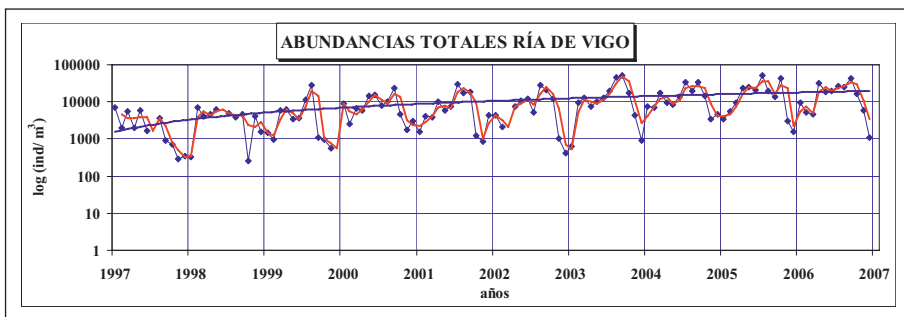


Figura 12. Valores mensuales de la abundancia total de zooplancton en la Ría de Vigo desde el año 1997 al año 2006. Los datos se muestran como el logaritmo de la abundancia.

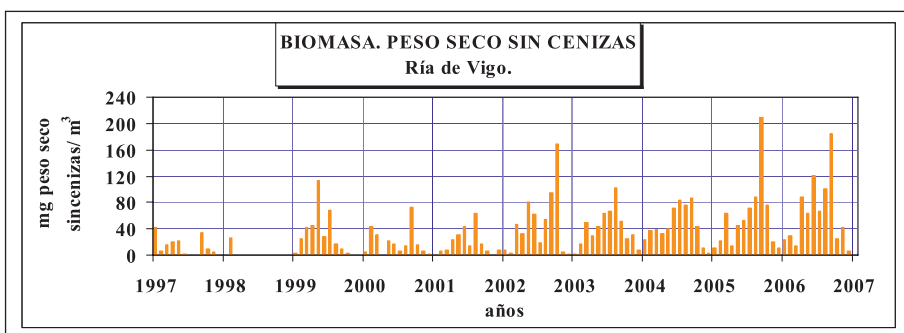


Figura 13. Valores mensuales de la biomasa de zooplancton en la Ría de Vigo entre los años 1997 y 2006.

4.1. Biomasa de zooplancton

La biomasa de la comunidad de zooplancton puede ser cuantificada de diferentes formas: por volumen desplazado, peso seco, peso seco sin cenizas y porcentaje de materia orgánica. Las más utilizadas son el peso seco y el peso seco libre de cenizas. En la figura 13 se representan la biomasa de zooplancton de la Ría de Vigo para un período de 10 años (1997-2006). En ella se aprecian los ciclos anuales con sus mínimos en los periodos invernales. También se observa un incremento de biomasa a lo largo de los años, del mismo modo que se detectaba en las abundancias (Fig. 12).

4.2. Composición de zooplancton

El zooplancton en la Ría de Vigo (Fig. 14), esencialmente compuesto por holoplancton (Fig. 11), se encuentra dominado por copépodos, los que pueden llegar a representar más de la mitad de toda la comunidad zooplanctónica. Además de las especies dominantes *Acartia clausi*, *Temora longicornis* y *Paracalanus parvus*; también se encuentran otras menos abundantes, tales como: *Oithona plumifera*, *Pseudocalanus elongatus*, *Centropages chierchiae*, *Calanus helgolandicus* (la mayoría copepoditos), *Oncaea media*, *Euterpina acutifrons* etc. En la parte más interna de la Ría y para el genero *Acartia* existen varias especies congenericas: *A. clausi*, *A. margalefi*, *A. discaudata* y *A. granii*. Apendicularias, nauplius de cirrípedos y cladóceros también están presentes, aunque en menor importancia. El plancton gelatinoso engloba a medusas, sifonóforos, doliolidos, ctenóforos y salpas. Las medusas suelen aparecer en grandes concentraciones cerca de las playas cuando la temperatura del agua es elevada.

4.2.1. Holoplancton

La figura 15 muestra la evolución temporal de los principales grupos de zooplancton. Puesto que los copépodos son el grupo dominante del zooplancton, su evolución temporal es semejante a la del zooplancton total (Fig. 12), mostrando máximos y mínimos que

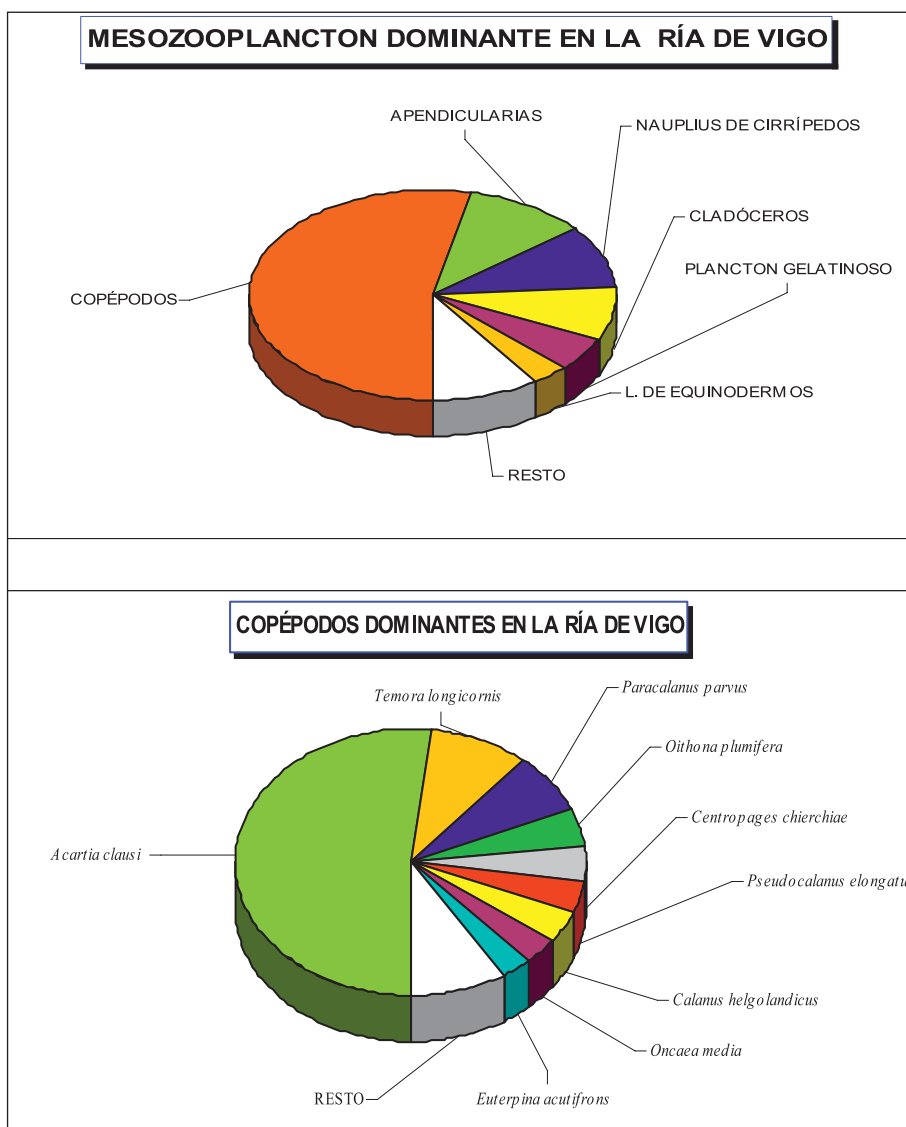


Figura 14. Estructura de la comunidad de mesozooplankton y composición de la comunidad de copépodos en la Ría de Vigo.

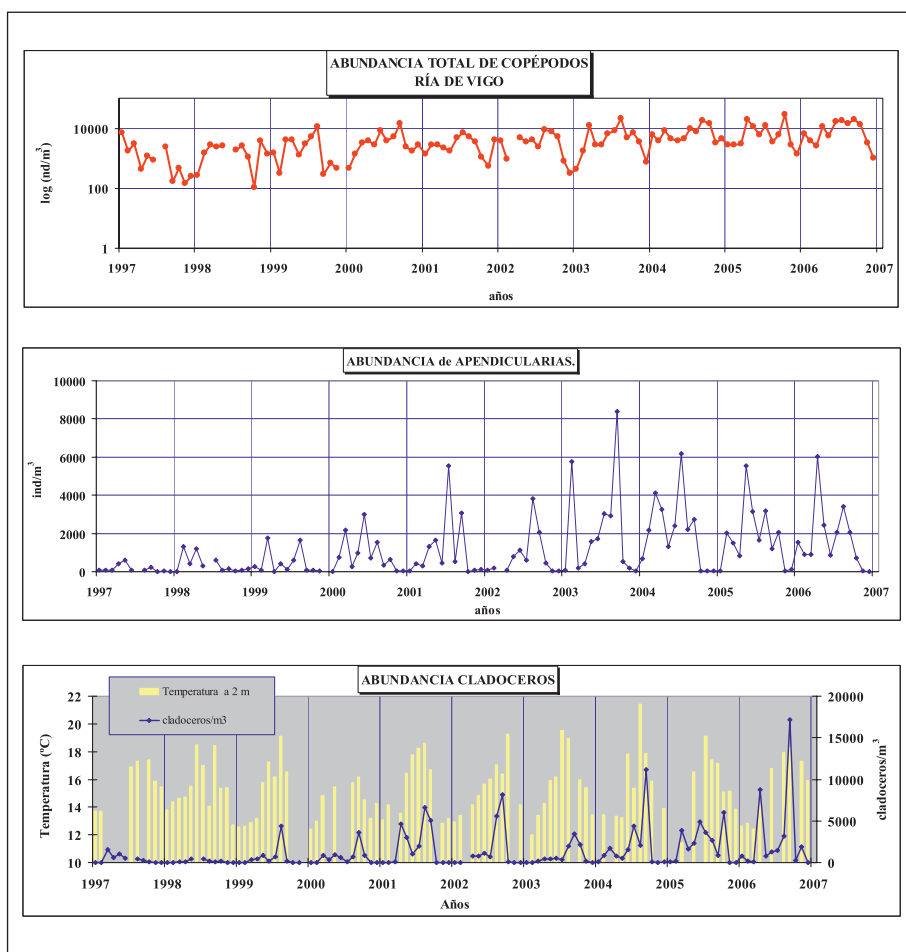


Figura 15. Abundancias mensuales de copépodos, apendicularias y cladóceros en la Ría de Vigo entre los años 1997 y 2006. Los datos de copépodos se muestran como el logaritmo de la abundancia.

coinciden con el verano y el invierno, respectivamente. Para algunos años es evidente la presencia de dos picos de máximas abundancias, uno en primavera-verano y otro que habitualmente se localiza hacia el final del verano. La abundancia de copépodos presenta una ligera tendencia a incrementar con el tiempo.

Las apendicularias, al igual que los copépodos, presentan mínimos de abundancia en invierno para posteriormente tener un incremento en primavera y verano. Es apreciable un incremento en el número de apendicularias en los últimos años. Sus abundancias pueden llegar a variar entre 0 y 8000 individuos m^{-3} . Las apendicularias están representadas fundamentalmente por dos géneros: *Oikopleura* y *Fritillaria*, siendo el primero más abundante.

La abundancia de cladóceros en la Ría de Vigo parece estar muy influenciada por la temperatura del agua. Así, a mayor temperatura tanto en el mes de muestreo como en los meses anteriores, se produce una mayor presencia de cladóceros. La especie dominante es *Evadne nordmanni*, apareciendo en menor cantidad *Podon intermedius*, *E. spinifera*, *P. poliphemoides* y *Penilia avirostris*.

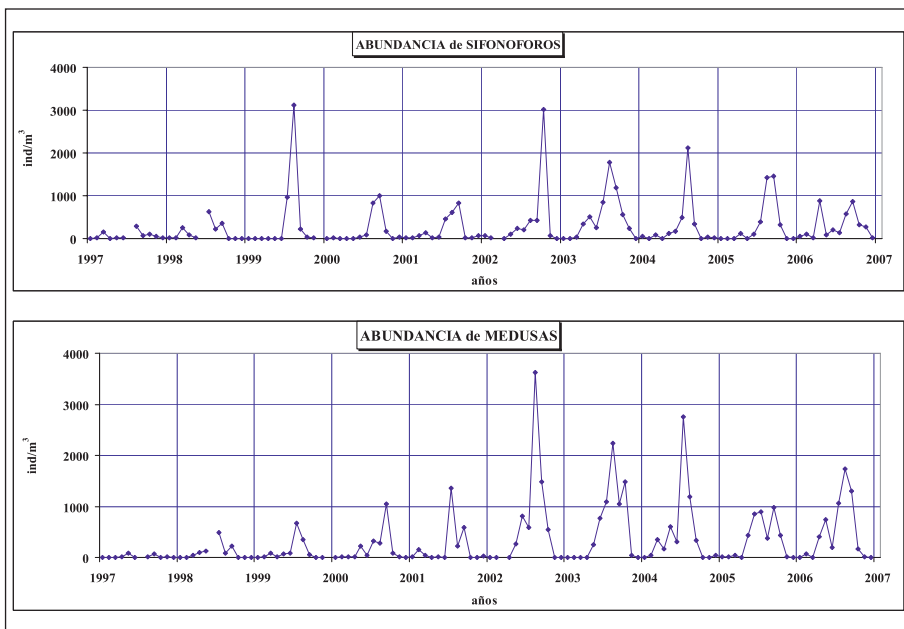


Figura 16. Abundancias mensuales de sifonóforos y medusas en la Ría de Vigo entre los años 1997 y 2006.

El plancton gelatinoso de la Ría de Vigo está fundamentalmente integrado por sifonóforos y medusas (Fig. 16). Los sifonóforos muestran un pico anual de máxima abundancia localizado en los meses de agosto, septiembre y octubre, estando prácticamente ausentes de las aguas de la ría en invierno. Del mismo modo, las medusas son regularmente más abundantes en verano, y muestran una mayor abundancia en los últimos años.

4.2.2. Meroplancton

El meroplancton también muestra una gran variabilidad temporal (Fig. 17). Las larvas de gasterópodos presentan mayores abundancias en los últimos años. El pico de mayor abundancia del año 2003 correspondió con un verano especialmente cálido. Las larvas de lamelibranquios, al igual que las larvas de gasterópodos, mostraron un pico de máxima abundancia el año 2003.

La mayor parte de los cirrípedos encontrados en las aguas de la Ría de Vigo pertenecen a la especie *Balanus balanoides*, que son los balanos adheridos a las rocas que se encuentran en las playas.

4.2.3. Especies indicadoras de aguas calidas

En las aguas de la Ría de Vigo es frecuente encontrar especies indicadoras de aguas cálidas, cuya presencia está asociada a la entrada de agua calida. Entre ellas se pueden destacar algunos copépodos tales como *Temora stylifera* que comenzó a detectarse en el año 1997, siendo en el año 2002 cuando se encontraron sus mayores abundancias. La especie *Oncaea mediterranea*, aunque con bajas abundancias (160 individuos m⁻³), comenzó a observarse en la Ría de Vigo a finales del año 2004. También se encuentra un cladócero que indica mayor temperatura en el agua de la ría. Se trata de la especie *Penilia avirostris* que se observó de una forma ocasional en el año 1997 y en mayor abundancia a finales del 2006, coincidiendo en ambos casos con agua calida homogénea en toda la columna de agua.

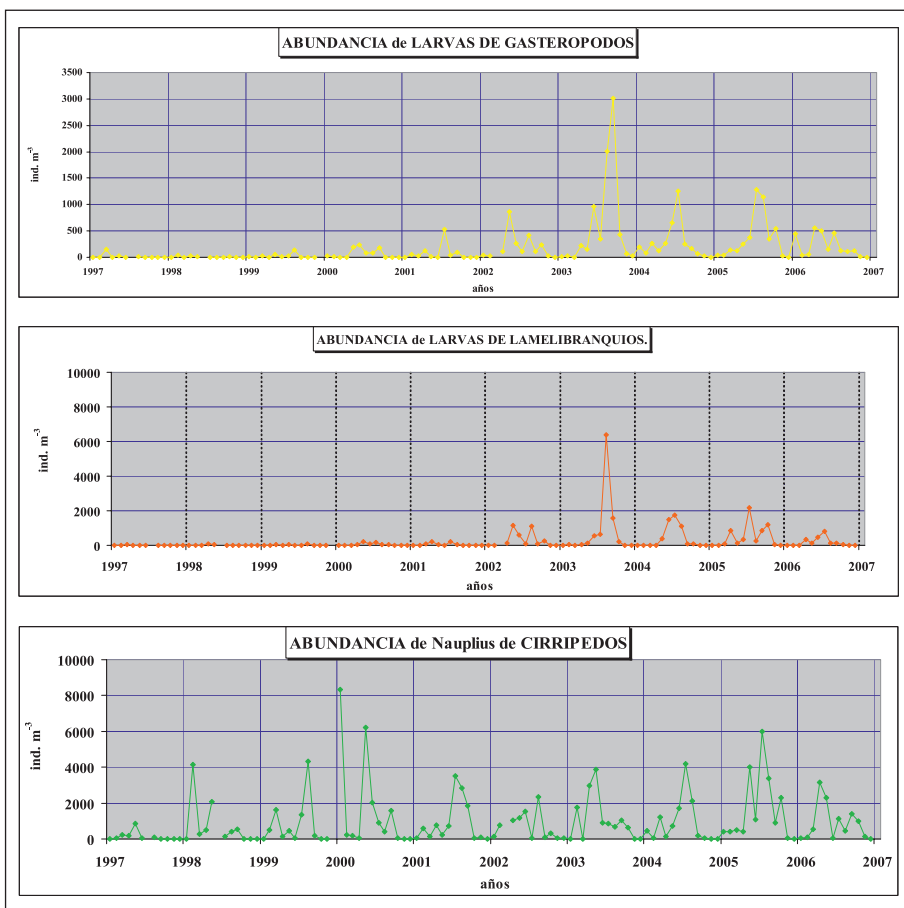


Figura 17. Abundancias mensuales de larvas de gasterópodos, lamelibranquios y nauplius de cirrípidos en la Ría de Vigo entre los años 1997 y 2006.

4.3. Principales características del zooplancton de la Ría de Vigo

A modo de resumen se puede decir que la comunidad de zooplancton de la Ría de Vigo se caracteriza por:

Unos valores de biomasa con un claro ciclo anual, en el que los valores más bajos se encuentran en invierno (<1 mg peso seco sin

cenizas m^{-3}) y los valores más elevados en verano (> 200 mg peso seco sin cenizas m^{-3}).

Las abundancias totales siguen el mismo patrón que las biomásas, con valores variando entre 200 y 53000 individuos m^{-3} .

Un meroplancton que se observa principalmente en los meses primaverales y estivales coincidiendo con los periodos de puestas de diferentes organismos.

Dentro del holoplancton los copépodos son dominantes, representando en la mayoría de los casos más de la mitad de la comunidad.

Las especies dominantes dentro de la comunidad de copépodos son neríticas y de pequeño tamaño, tales como *Acartia clausi*, *Temora longicornis* y *Paracalanus parvus*.

Existen actualmente en la comunidad especies indicadoras de aguas más calidas como son los copépodos *Temora stylifera* y *Oncaea mediterranea*, y el cladócero *Penilia avirostris*.

5. ICTIOPLANCTON DE LA RÍA DE VIGO

5.1. Importancia del ictioplancton

El ictioplancton, es decir, los huevos, larvas, postlarvas y juveniles de los teleósteos (peces óseos), constituye una parte importante de la comunidad zooplanctónica. La mayor parte de los huevos de peces son planctónicos y además, las larvas y postlarvas de aquellas especies que tienen huevos demersales son también pelágicas, integrándose, durante una parte de su vida en la comunidad planctónica. El ictioplancton, por lo tanto, se incluye dentro del meroplancton. Muchas poblaciones de peces, especialmente de especies pelágicas, varían considerablemente incluso sin cambios en la presión pesquera. En estas especies, que presentan alta fecundidad (una hembra de sardina puede poner más de 7000 huevos en cada estación de puesta), tendrá gran importancia el conocimiento de los procesos que influyen durante las primeras fases del ciclo de vida (huevo y larva), en las que se producen las mortalidades naturales más altas.

5.1.1. Especies más importantes en la Ría de Vigo

Existen pocos trabajos acerca de la distribución y abundancia de las distintas especies de peces presentes en el ictioplancton de la Ría de Vigo. Uno de los más completos es la tesis doctoral de M^a José Ferreiro (1985). Asimismo, el Instituto Español de Oceanografía (IEO) realiza el recuento e identificación de las larvas y huevos de peces presentes en los muestreos mensuales realizados en la Ría de Vigo desde el año 1995, así como campañas oceanográficas con el objetivo de localizar zonas de puesta y abundancia de huevos y larvas de peces de interés comercial, abarcando toda la plataforma cantábrica y la gallega, hasta la frontera portuguesa. Según estos estudios, el ictioplancton más abundante en la Ría de Vigo pertenece a los órdenes: Clupeiformes (Fig. 18), Gadiformes, Perciformes y Pleuronectiformes (Fig. 19 y Tabla 1).



Figura 18. Larva de clupeido, la sardina (Sardina pilchardus).

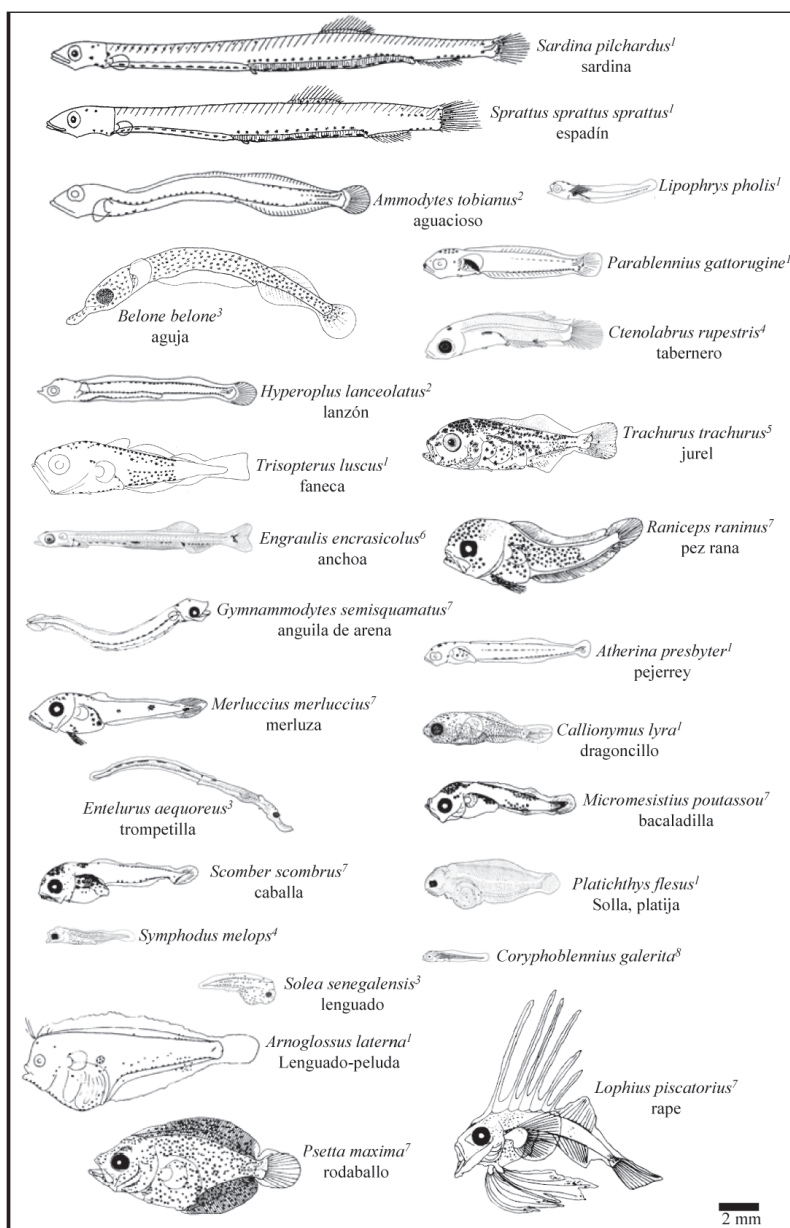


Figura 19. Larvas de la Ría de Vigo. Figuras modificadas de 1 Russel (1976), 2 Macer (1967), 3 Ferreiro (1985), 4 Fives (1976), 5 Brownell (1979), 6 Marinaro (1971), 7 Halbeisen (1988), 8 Fives (1980).

Tabla 1. Principales especies encontradas dentro del ictioplancton de la Ría de Vigo.			
ORDEN	FAMILIA	ESPECIES	Nombre común
Clupeiformes	Clupeidae	<i>Sardina pilchardus</i>	sardina
		<i>Sprattus sprattus sprattus</i>	espadín
	Engraulidae	<i>Engraulis encrasicolus</i>	anchoa
Gadiformes	Gadidae	<i>Micromesistius poutassou</i>	bacaladilla
	Merlucciidae	<i>Merluccius merluccius</i>	merluza
Lophiiformes	Lophiidae	<i>Lophius piscatorius</i>	rape
Perciformes	Blenniidae	<i>Parablennius gattorugine</i>	cabruza
		<i>Lipophrys pholis</i>	
		<i>Coryphoblennius galerita</i>	moma
		<i>Blennius spp</i>	
	Labridae	<i>Ctenolabrus rupestris</i>	tabernero
		<i>Symphodus melops</i>	porredana
	Ammodytidae	<i>Hyperoplus lanceolatus</i>	lazón
		<i>Ammodytes tobianus</i>	aguacioso
		<i>Gymnammodytes semisquamatus</i>	anguila de arena
	Gobiidae	<i>Gobius spp.</i>	chanquetes
	Callionymidae	<i>Callionymus lyra</i>	dragoncillo
	Scombridae	<i>Scomber scombrus</i>	caballa
	Carangidae	<i>Trachurus trachurus</i>	jurel
Pleuronectiformes	Pleuronectidae	<i>Platichthys flesus</i>	solla
	Bothidae	<i>Arnoglossus laterna</i>	lenguado
	Scophthalmidae	<i>Psetta maxima</i>	rodaballo

5.2. Distribución temporal y espacial

La presencia de huevos y larvas de peces está relacionada con el ciclo anual de maduración de los adultos, y por lo tanto, las especies variarán a lo largo de todo el año. La mayor parte de las especies de peces presentes en la Ría de Vigo tienen una puesta primaveral y estival y en algunos casos, como la sardina, la puesta comienza en invierno y se prolonga durante la primavera, con un pequeño pico en otoño.

Los huevos de peces tienen una densidad similar a la del agua de mar, por lo que tienden a distribuirse verticalmente a lo largo de la columna de agua, salvo en caso de existir una fuerte estratificación. Suelen aparecer hasta los 50 m de profundidad, aunque cualquier cambio en la densidad del huevo, determinará su ubicación. Por ejemplo, la mayoría de los huevos de anchoa se distribuyen sobre los primeros 40 m, mientras que los de sardina los podemos hallar sobre los 60 m de profundidad.

En el caso de las larvas, es más difícil establecer una distribución vertical, dado que durante el día son capaces de evitar las redes, sobre todo aquellas larvas de mayor tamaño y los datos recogidos en las campañas de muestreo pueden resultar engañosos. Las larvas, por regla general, son capaces de regular su posición vertical en la columna de agua, incluso en condiciones de mezcla. Los patrones de distribución vertical, así como las migraciones que realizan a lo largo del día, dependen de la especie y del momento del desarrollo en que se encuentran. En algunas especies, como en el caso de las larvas de anchoa de gran tamaño, se observa una coincidencia espacial con el zooplankton (del que se alimentan), con migraciones verticales hacia la superficie durante la noche. En otras especies, como la lubina, las larvas se distribuyen cerca de la superficie durante todo el día. Asimismo, existen patrones migratorios en las larvas (ascenso a la superficie) encaminados a llenar de aire las vejigas natatorias, que se han observado por ejemplo en el caso de la sardina.

5.3. Factores que determinan la supervivencia del ictioplancton

Los primeros estadios de desarrollo de los peces marinos son los más críticos en la vida de los individuos y por lo tanto, decisivos en la abundancia de adultos. El conocer la magnitud de la mortalidad de huevos y larvas de peces adquiere mayor interés cuando se trata de especies de interés comercial.

Entre los principales factores causantes de mortalidad en el ictioplancton en nuestra ría, podemos destacar: depredación, cantidad de alimento, temperatura del agua, corrientes, así como parásitos y enfermedades.

5.3.1 Depredación

Es una de las principales fuentes de mortalidad, pero su estudio en el caso del ictioplancton es muy complicado, dado que son muchos los potenciales depredadores (de diversos tipos y tamaños). Además, los huevos y larvas de peces se digieren rápidamente en los estómagos de sus depredadores y no es fácil cuantificarlos. Dentro de los principales depredadores de huevos y larvas de peces destacan:

1. *Invertebrados pelágicos*: Medusas, escifomedusas, ctenóforos, quetognatos, cefalópodos, anfípodos, eufasiáceos, copépodos, salpas, etc. El zooplancton gelatinoso constituye uno de los principales depredadores en las comunidades planctónicas costeras y estuáricas. En las rías, al formar grandes grupos, pueden llegar a controlar las poblaciones de peces por su depredación de huevos y larvas.

2. *Peces pelágicos*: Los bancos de juveniles y adultos de peces son los principales consumidores de huevos y larvas, llegando a constituir, en determinadas épocas del año, el 40-50% de su alimento. En muchas ocasiones se ha observado canibalismo en larvas y juveniles de especies en las que las larvas ocupan la misma área de distribución que los adultos, ocasionando importantes pérdidas en las poblaciones.

5.3.2. Alimento

La alimentación de las larvas de peces se basa en fitoplancton y zooplancton (diatomeas, dinoflagelados, flagelados, tintínidos, cladóceros, copépodos, huevos de bivalvos, quetognatos, gasterópodos, poliquetos, decápodos, otras larvas de peces, entre muchos otros tipos de organismos), aunque es el zooplancton el principal constituyente de su dieta.

La capacidad de encontrar, capturar e ingerir alimento es uno de los aspectos que debe tenerse en cuenta a la hora de estudiar la supervivencia durante el período larvario. La inanición es la causa principal de mortalidad larvaria en muchas poblaciones, ya que provoca la muerte de la larva, o ralentiza el crecimiento por lo que se alarga el período larvario y hace que los individuos estén más ex-

puestos a la depredación. Uno de los momentos cruciales es cuando la larva, recién eclosionada, ha de comenzar a capturar alimento. En este sentido, va a ser importante la calidad de los huevos de los que provienen, ya que huevos de mayor calidad (mayor tamaño o mayor contenido orgánico) dan lugar a larvas de mayor tamaño, que acceden a un mayor rango de alimento, o a larvas que son capaces de pasar más tiempo sin alimentarse mientras consiguen el alimento adecuado. En la Ría de Vigo se ha observado que las hembras de muchas especies, como la sardina (Fig. 20), son capaces de variar la composición o el tamaño de los huevos en función de la cantidad de alimento disponible en el medio y producen huevos de mayor tamaño o contenido orgánico cuando el alimento es más escaso (Fig.21).

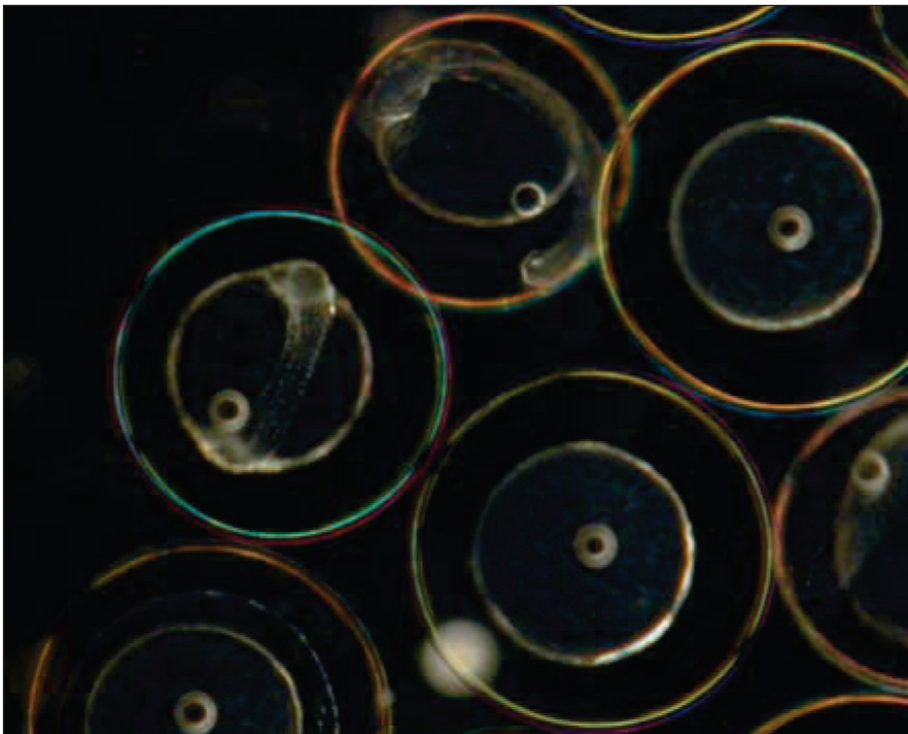


Figura 20. Huevos de sardina.

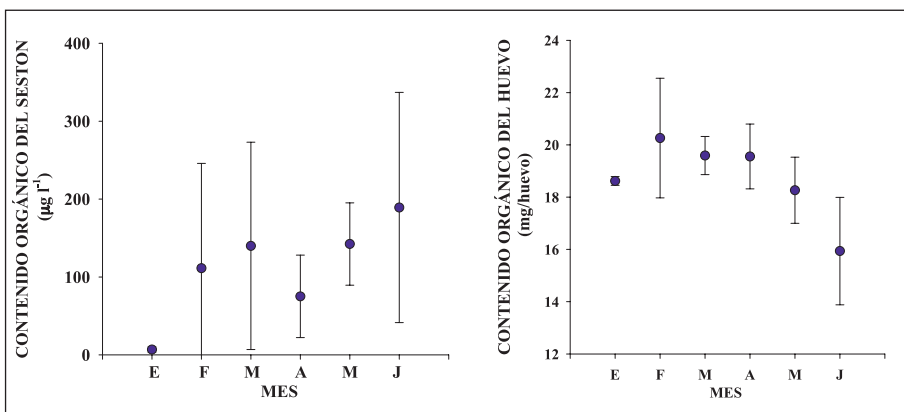


Figura 21. Estrategia reproductiva de la sardina en la Ría de Vigo entre 1998 y 2001. Durante el principal período de puesta (enero-junio), a medida que la cantidad de alimento en el medio es mayor (gráfica izquierda), disminuye la calidad de los huevos (gráfica derecha).

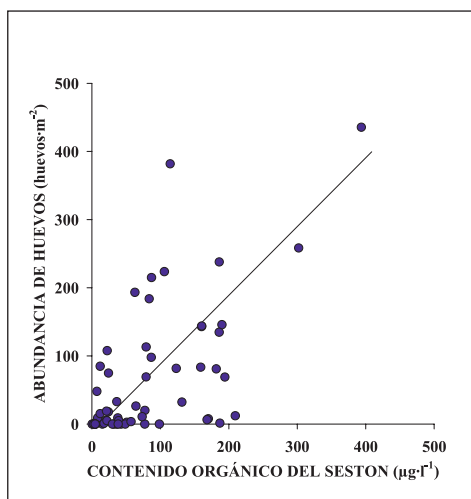


Figura 22. Estrategia reproductiva de la sardina en la Ría de Vigo entre 1998 y 2001. La sardina pone un mayor número de huevos en los momentos y lugares en los que el alimento disponible es mayor.

Además también es de vital importancia que exista coincidencia espaciotemporal entre la puesta y el zooplancton que servirá de alimento a las larvas. Muchas de las especies de la Ría de Vigo, como la sardina, desarrollan estrategias espaciotemporales en relación con el alimento y producen un mayor número de huevos en aquellas zonas y épocas en las que el alimento es más abundante (Fig. 22).

5.3.3. Temperatura

Los peces son animales poiquilotermos, que aumentan sus tasas metabólicas y crecen más rápido a altas temperaturas.

La temperatura afecta al tiempo de absorción del vitelo, que define el período que tiene la larva para encontrar alimento. A temperaturas más altas, el desarrollo del huevo es más rápido (lo que reduce el tiempo de exposición a los depredadores) pero es menos eficiente, lo que se traduce en un menor tamaño de la larva al eclosionar.

Existen estrategias parentales relacionadas con la temperatura, por ejemplo, las hembras de sardina varían la calidad de los huevos a lo largo de la época de puesta, de manera que producen huevos de

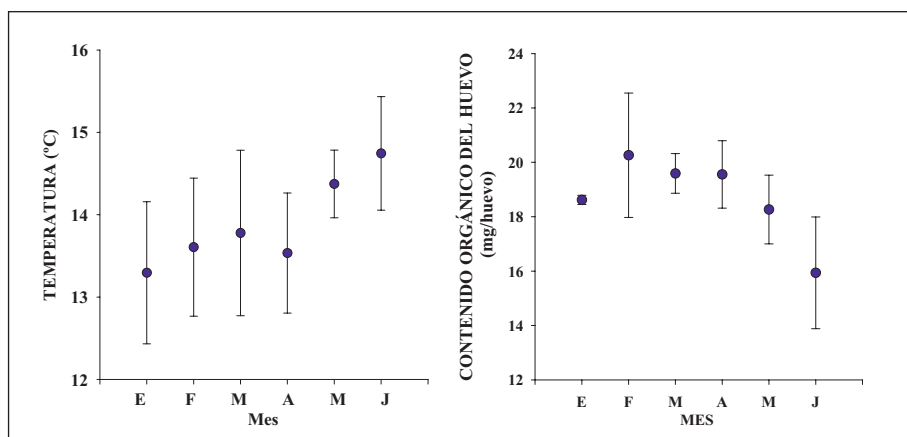


Figura 23. Estrategia reproductiva de la sardina en la Ría de Vigo entre 1998 y 2001. Durante el principal período de puesta (enero-junio), a medida que la temperatura aumenta (gráfica izda.), disminuye el contenido orgánico del huevo (gráfica dcha.).

mayor calidad (mayor tamaño o contenido orgánico), que se desarrollan más rápido, en los meses en los que la temperatura es menor, de forma que reducen las diferencias de duración del desarrollo embrionario entre el principio y el fin de la puesta (Fig.23).

5.3.4. Corrientes

Las corrientes pueden transportar a huevos y larvas a ambientes de diferentes características y son responsables en muchas ocasiones de la variabilidad en el reclutamiento de las poblaciones pesqueras.

Las concentraciones de alimento en el medio marino son bajas y se necesitan mecanismos de concentración para mantener cantidades adecuadas para el sostenimiento de las larvas de peces. Estas concentraciones, en condiciones de estabilidad, se producen fundamentalmente en la picnoclina. Si esta estructura se rompe (viento, corrientes, etc.) el alimento se dispersa y las larvas pasan hambre. Además, la estabilidad de la masa de agua es importante para que la producción primaria sea alta y, por lo tanto, para aumentar el alimento disponible para adultos y larvas. En la Ría de Vigo se ha observado que la supervivencia de las larvas es mayor cuando existe estabilidad en los meses anteriores a la puesta, lo que garantiza que cuando las larvas eclosionen tendrán alimento suficiente.

La retención o dispersión de la puesta es uno de los procesos principales en la dinámica de las poblaciones de peces. Las larvas que son transportadas fuera de la plataforma continental presentan evidencias de pobre condición nutricional, por lo que morirán de inanición o, en último término, contribuirán poco al reclutamiento en la zona.

Un proceso de circulación oceánica de gran importancia en la Ría de Vigo es el afloramiento costero (capítulo 2). Para las poblaciones de peces es muy importante, ya que proporciona un aporte renovado de nutrientes a las capas superficiales, donde pueden ser responsables de una alta producción (capítulo 3). Sin embargo, además de este efecto positivo, puede condicionar el transporte de huevos y larvas hacia mar abierto, zonas poco propicias para su desarrollo. Por este motivo, muchas de las especies de la Ría de Vigo intensifican la puesta en los meses en los que el afloramiento es menos intenso (Fig. 24).

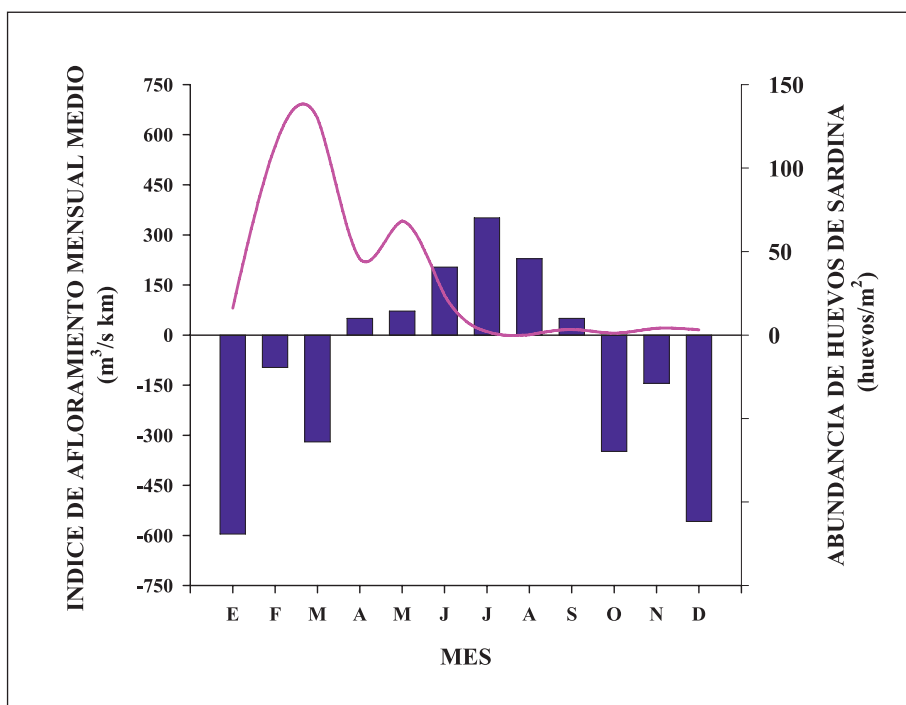


Figura 24. Estrategia reproductiva de la sardina en la Ría de Vigo entre 1998 y 2001. Relación entre el índice de afloramiento mensual medio de 1996 a 2006 (barras, tomado del capítulo 2) y la abundancia media de huevos de sardina durante 4 años de muestreo (1998-2001) (línea rosa).

Normalmente, todos estos parámetros actúan conjuntamente sobre las poblaciones de peces. En el caso concreto de la sardina de la Ría de Vigo, el éxito de su reclutamiento está condicionado por la unión de varios factores dentro de una ventana óptima ambiental: intenso afloramiento durante el año anterior (garantiza una buena condición de los reproductores), estabilidad de la columna de agua antes de la puesta (que garantiza una elevada producción de alimento) y poco transporte hacia mar abierto de huevos y larvas (afloramiento menos intenso) en la época de puesta (para evitar el transporte hacia zonas donde el alimento es escaso).

5.3.5. Parásitos y enfermedades

Los océanos y mares funcionan como medio de transporte y crecimiento de microorganismos, pero se conoce muy poco del efecto de bacterias, virus y parásitos sobre huevos y larvas de peces en condiciones naturales. La mayor parte de las bacterias que causan enfermedades en peces marinos son patógenas oportunistas que forman parte de la microflora normal del agua de mar y solo aparecen en abundancia en determinadas condiciones de temperatura, salinidad, etc. Este hecho es muy patente en acuicultura donde algunas especies bacterianas afectan de forma clara a la supervivencia de huevos y larvas, pero no se consideran una fuente importante de mortalidad en el medio natural.

Se conoce poco de la magnitud de la mortalidad que originan los parásitos en huevos y larvas, pero en los últimos años se ha detectado, en el caso de especies de la Ría de Vigo, como la sardina, caballa y jurel, la aparición de un parásito protista (*Ichthyodinium chabelardi*) con altas tasas de infección. Aparece en el interior del saco vitelino, del que se alimenta (Fig. 25) y causa la muerte del individuo ya sea en la fase huevo o una vez eclosionada la larva. Se conoce poco del medio de propagación, pero se piensa que puede transmitirse a través de los parentales, desde el ovario de la hembra, hecho que ha sido demostrado en el caso de otros parásitos.

Es importante tener en cuenta que la mortalidad del ictioplánton no será debida a la actuación de estos mecanismos (alimento, depredación, corrientes, etc.) por separado, sino a complejas interacciones entre ellos. Entre otras, la falta de alimento provocará que las larvas, debilitadas, sean más accesibles para los depredadores; asimismo los factores abióticos, como el afloramiento, los cambios en la temperatura y salinidad del agua, estarán afectando tanto a huevos y larvas como a su alimento y a sus potenciales depredadores. Unido a todo ello, hemos de considerar el efecto del clima, que actuará sobre todas las poblaciones biológicas y sobre el ambiente en el que viven (Fig. 26).

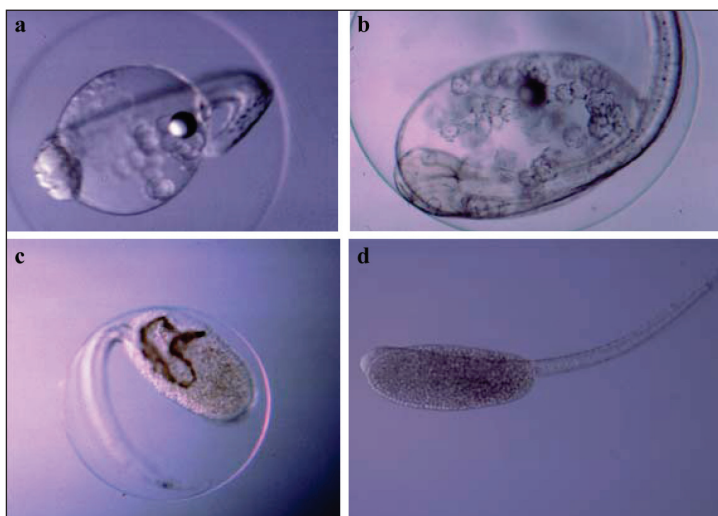


Figura 25. Parásito *Ichthyodinium chabelardi* en huevos de sardina de la Ría de Vigo. a) y b). El parásito está presente en el interior del huevo. c). Los parásitos han consumido la gota de grasa del huevo (mancha oscura). d). Larva de sardina recién eclosionada, sin gota de grasa y con el vitelo granulado por el gran número de parásitos presentes.

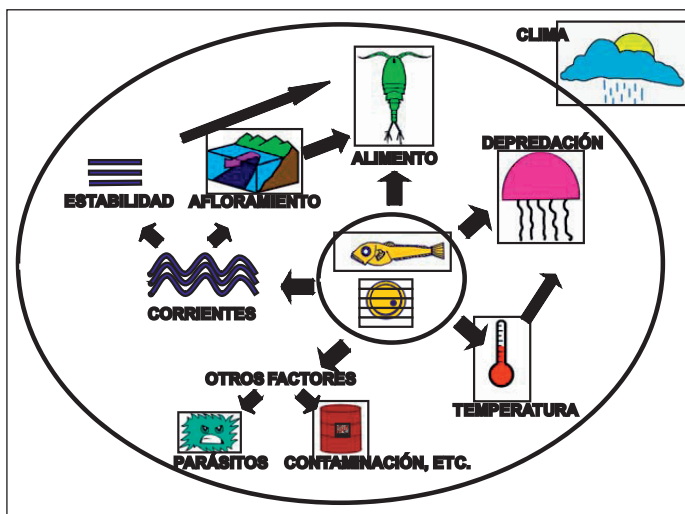


Figura 26. Esquema de los principales factores que determinan la supervivencia del ictioplancton.

6. BIBLIOGRAFÍA RECOMENDADA

6.1. *Pico, nano y microplancton y producción primaria*

- Cermeño P., E. Maraño, V. Pérez, P. Serret, E. Fernández, C.G. Castro (2006) Phytoplankton size structure and primary production in a highly dynamic coastal ecosystem (Ría de Vigo, NW-Spain): Seasonal and short-time scale variability. *Estuarine Coastal Shelf Science* 67:251-266.
- Crespo B.G. (2007) Proliferaciones de dinoflagelados y procesos oceanográficos asociados en un sistema de afloramiento. Tesis Doctoral, Universidad de Vigo, 178 páginas.
- Crespo B.G., F.G. Figueiras, P. Porras, I.G. Teixeira (2006) Downwelling and dominance of autochthonous dinoflagellates in the NW Iberian margin: the example of the Ría de Vigo. *Harmful Algae* 5:770-781
- Figueiras F.G., A.F. Ríos (1993).. Phytoplankton succession, red tides and the hydrographic regime in the Rías Bajas of Galicia. En: Smayda, T.J., Shimizu, Y. (Eds.), *Toxic phytoplankton blooms in the Sea*. Elsevier, New York, pp. 239-244.
- Figueiras F.G., U. Labarta, M.J. Fernández Reiriz (2002). Coastal upwelling, primary production and mussel growth in the Rías Baixas of Galicia. *Hydrobiologia* 484, 121-131.
- Margalef R. (1958) Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. En: Buzzati-Traverso, A.A. (Ed.), *Perspectives in Marine Biology*. University California Press, Berkeley, pp. 323-348.
- Moncoiffé G., X.A. Alvarez-Salgado, F.G. Figueiras, G. Savidge (2000). Seasonal and short time-scale dynamics of microplankton community production and respiration in an inshore upwelling system. *Marine Ecology Progress Series* 196: 111-126.
- Nogueira E., F.F. Pérez, A.F. Ríos (1997) Seasonal patterns and long-term trends in an estuarine upwelling ecosystem (Ría de Vigo, NW Spain). *Estuarine Coastal Shelf Science* 44: 285-300.

6.2. *Zooplankton*

- Alcaraz M. (1977) Ecología, competencia y segregación en especies congénicas de copépodos (Acartia) en la ría de Vigo. Tesis Doctoral, Universidad de Barcelona.
- Margalef R. (1956) Rotíferos marinos del plancton de la ría de Vigo. *Investigación Pesquera*. 4: 133-135.
- Miranda A., G. Casas, J.M. Cabanas (1991) Producción primaria y secundaria en la Ría de Vigo durante el año 1988. *Informes Técnicos del Instituto Español de Oceanografía*, nº 95.

- Tenore K.R., M. Alonso-Naval, M.T. Alvarez-Ossorio, L.P. Atkinson, J. M. Cabanas, R.M. Cal, M.J. Campos, F. Castillejo, E.J. Chesney, N. Gonzalez, R.B. Hanson, C.R. McClain, A. Miranda, M.R. Romam, J. Sánchez, G. Santiago, L. Valdés, M. Varela, J. Poder (1995) Fisheries and Oceanography off Galicia, NW Spain: Mesoscale spatial and temporal change in physical processes and resultant patterns of biological productivity. *Journal Geophysical Research*, 100 n° C6:10943-10966.
- Todd C.D., G. A. Boxshall, M. S. Laverack (1996) Coastal Marine zooplankton. A practical manual for students. Cambridge University Press.
- Wickstead J.H. (1979) *Zooplankton marino*. Omega. Barcelona.

6.3. *Ictioplancton*

- Brownell C.L. (1979) Stages in the early development of 40 marine fish species with pelagic eggs from the cape of Good Hope. *Ichthyological Bulletin of the J.L.B. Smith Institute of Ichthyology, Rhodes University, Grahamstown*, (40): 84pp.
- Cushing D.H. (1975) *Marine ecology and fisheries*. Cambridge: University Press, 277pp.
- Ferreiro M.J. (1985) *Ictioplancton da Ría de Vigo*. Tese, Universidade de Santiago de Compostela: 563pp.
- Fives J.M. (1976) Labridae of the eastern North Atlantic. *Fiches d'Identification du Zooplancton*, 149: 7pp.
- Fives J.M. (1980) An account of the eggs and developmental stages of Montagu's blenny, *Coryphoblennius galerita* (L.), with notes on the reproductive behaviour of the adults. *Journal of the marine biological Association, U.K.*, 60: 749-757.
- Halbeisen H.W. (1988) *Bestimmungsschlüssel für Fischlarven der Nordsee und angrenzender Gebiete*. Ber. Inst. Meeresk. Nr. 178.
- Macer C.T. (1967) Ammodytidae. *Fiches d'Identification des oeufs et larves de poissons*, 2: 6pp.
- Marinero JY (1971). *Contribution à l'étude des oeufs et larves pèlagiques de poissons méditerranéens*. V. Oeufs pèlagiques de la Baie d'Alger. *Pelagos*, 3 (1): 1-118.
- Ré P. (1999) *Ictioplâncton estuarino da Península Ibérica*. Guia de identificação dos ovos e estados larvares planctónicos. Faculdade de Ciencias da Universidade de Lisboa, Portugal: 114pp.
- Riveiro I. (2002) Estrategias parentales de la sardine atlántica (*Sardina pilchardus*) en la Península Ibérica. Tesis doctoral. Universidad de Vigo. 212 pp.
- Russel F.S. (1976) *The eggs and planktonic stages of British marine fishes*. Academic Press, London: 524pp.

Vergara A.R. (2002) Efecto de las condiciones ambientales sobre la mortalidad de huevos y larvas de sardine (*Sardina pilchardus* W.). Tesis doctoral. Universidad de Vigo. 170 pp.